

LA PARENTÉ DES ANDRÉACÉES ET DES HÉPATIQUES
ET UN CAS TÉRATOLOGIQUE QUI LA CONFIRME.

PAR M. JACQUES POTTIER.

L'aspect général des Andréacées, leur capsule s'ouvrant par quatre valves, firent ranger ces végétaux, par les anciens auteurs, parmi les Hépatiques. Ce n'est que plus tard qu'on les en sépara, par une étude plus approfondie de leur structure. Linné⁽¹⁾ décrit sous le nom de *Jungermannia alpina* [loc. cit., 1135, n° 22 (1753)] la plante connue sous le nom d'*Andreæa petrophila* Ehrhard. Le *Jungermannia rupestris* Hudson⁽²⁾ [436, n° 22 (1762)] n'est autre que l'*Andreæa Rothii* Weber et Mohr. D'après Limpricht⁽³⁾ (t. I, p. 135), Hübener, en 1834, plaçait encore les Andréacées parmi les Hépatiques. Berggren⁽⁴⁾ (p. 447), analysant la thèse de Kühn⁽⁵⁾, conclut d'après la croissance de la pointe de la tige, le développement des anthéridies, archégones et sporogones, à rapprocher les Andréacées, en partie, des Hépatiques, des Sphagnées et des Mousses.

En ce qui concerne la germination des spores, Berggren⁽⁴⁾ (p. 445) est frappé par la ressemblance des premières divisions de la spore des Andréacées avec celles décrites chez *Radula complanata* et *Frullania dilatata*, par Hofmeister⁽⁶⁾ et Grönland⁽⁷⁾. Kühn⁽⁵⁾ (p. 6) remarque que les deux premières cloisons perpendiculaires, l'une sur l'autre, qui se produisent dans la spore des Andréacées germant, sont comparables à ce que l'on trouve dans le *Radula complanata* Dumortier, d'après Hofmeister⁽⁶⁾. Goebel⁽⁸⁾ (p. 118,

(1) Charles DE LINNÉ, *Species Plantarum*, Vol. I. II. *Holmiae*, 1753.

(2) HUDSON, *Flora anglica*. Londini, 1762.

(3) Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz von K. Gustav LIMPRICHT, dans le Rabenhorst's Kryptogamenflora. — Leipzig, 1890.

(4) Sven BERGGREN, *Botanische Zeitung*, 30^e Jahrgang 1872, pages 444 à 448, dans le n° 23 du 7 juin 1872 et 462 à 464, dans le n° 24 du 14 juin 1872.

(5) Emil KÜHN, *Zur Entwicklungsgeschichte der Andreeaceen*, Inaugural Dissertation Leipzig, 1870. Aus den Mittheilungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik, herausgegeben von Prof. Dr. A. Schenk und Dr. Chr. Luerssen. 1 Heft, 1874.

(6) Wilhelm HOFMEISTER, *Vergleichende Untersuchungen*. Leipzig, 1851.

(7) Johannes GRÖNLAND, *Mémoire sur la germination de quelques Hépatiques*. *Annales des Sciences naturelles*. 4^e série. Vol. I, p. 5 à 29. (Pl. I à VI). Paris, 1854.

(8) Karl GOEBEL, *Archegoniatenstudien-Flora*. Vol. 96. Année 1906.

fig. 80) nous montre une spore de *Polyotus claviger* ayant germé et produit une plantule à l'intérieur de la spore. On distingue $1/4$ cellules dont les cloisons sont indiquées en pointillé. Chez ces Hépatiques et les Andréacées, les premiers cloisonnements se produisent suivant les trois directions de l'espace. Il en résulte ainsi tout un massif cellulaire au lieu d'un simple filament ramifié, comme cela a lieu chez la généralité des Mousses.

Kühlm⁽¹⁾ (p. 12) compare la croissance des sortes de feuilles si caractéristiques des protonémas d'Andréacées à celle des feuilles du *Fossombronina pusilla* Nees von Esenbeck, car la cellule initiale détache des segments placés toujours perpendiculairement à la médiane, lesquels sont divisés eux-mêmes par une cloison longitudinale médiane en deux cellules semblables, dont chacune peut être encore affectée de divisions longitudinales ultérieures.

Pour ce qui est de la formation des plantules sur le protonéma, Kühn⁽¹⁾ (p. 13) indique qu'elles se forment chez les Andréacées à partir d'une cellule située à la périphérie de ces lames de tissu protonémique, étalées sur le substratum de pierre, et qu'il se produit généralement une boursoufflure locale, par divisions cellulaires actives, dans diverses directions, avant que la cellule portante du jeune axe s'élève. Ceci serait un processus semblable à celui décrit chez *Frullania dilatata* par Hofmeister⁽²⁾ (pl. VIII, 22).

Le développement de la feuille des Andréacées se produit, d'après Kühn⁽¹⁾ (p. 16), suivant des lois qui rappellent les Jungermanniacées à feuilles et non pas les Mousses, car à côté des divisions de l'initiale, par des cloisons divergeant à droite et à gauche, il s'en produit aussi qui sont perpendiculaires à la médiane de la feuille. Berggren⁽³⁾ (p. 446) remarque, d'après les observations de Kühn, sur les *Andreæna petrophila* et *rupestris*, que la division des cellules dans la feuille se produit soit comme chez les Mousses, soit comme chez les Hépatiques. Si l'on parcourt le travail de Goebel⁽⁴⁾ sur les Archégoniates, on sera frappé par la ressemblance que présentent les coupes de jeunes feuilles d'Hépatiques avec celles des Andréacées : on a presque uniquement des cloisons anticlines et périclines. Les premières, qui sont également les plus nombreuses, sont les anticlines, venant converger vers le point végétatif de la tige (voir, p. 128, fig. 90, représentant le point végétatif de *Tylimanthus succatus*).

J'ai remarqué chez les Andréacées, dans certains cas, quelque chose d'analogue à la formation d'amphigastres, en ce sens que l'initiale à 3 pans détache sur l'une de ses faces des feuilles plus petites.

L'analogie se poursuit en ce qui concerne les organes reproducteurs : ainsi Kühn⁽¹⁾ (p. 22) attire l'attention sur le fait que, chez les *Andreæna*, les

(1) Emil KÜHN, *loc. cit.*

(2) Wilhelm HOFMEISTER, *loc. cit.*

(3) Sven BERGGREN, *loc. cit.*

(4) Karl GOEBEL, Archegoniatenstudien-Flora. Vol. 96. Année 1906.

deux premières cloisons, dans l'antheridie, se produisent comme dans le *Marchantia polymorpha*⁽¹⁾. Plus loin (p. 26), il dit que les antheridies des Andrécées s'ouvrent en général comme chez les Sphagnées, et que ces deux groupes se rapprochent, sous ce rapport, des Hépatiques.

Le pseudopodium des Andrécées, formation curieuse, qui ne se rencontre que chez elles et les Sphagnées, a son analogue chez les Hépatiques. Kühn⁽²⁾ remarque que ce pseudopodium s'allonge très rapidement au moment où la capsule est presque mûre. On sait que le pédicelle du sporogone des Hépatiques, qui ne lui est pas analogue, au point de vue morphologique, fait de même. Mais on rencontre également, chez les Hépatiques, une prolifération et une différenciation des tissus du gamétophyte dans lesquels s'enfonce le pied du sporogone et qui peut être comparée à la formation du pseudopodium [voir Gœbel⁽³⁾ (p. 111) à propos du *Gottschea Blumei*].

Enfin je reviendrai sur le point capital de ressemblance : l'ouverture de la capsule par 4 valves. Kühn⁽²⁾ (p. 444) signale que depuis longtemps on avait indiqué ce caractère pour rapprocher les Andrécées des Hépatiques. Gœbel⁽³⁾ (p. 180) raconte qu'ayant mis 2 capsules d'*Hymenophyllum Phyllanthus* dans l'alcool, elles s'ouvrirent, en séchant, par 2 fentes, et en haut la paroi capsulaire resta entière. Il ne sait si ce processus est normal, mais il pense que ce mode d'ouverture existe dans tout le cercle de parenté : *Symphogyna-Blyttia-Hymenophyllum*. Il indique que Leitgeb⁽⁴⁾ décrit chez *Blyttia*, comme structure normale, une «capsula quadrivalvis». Il aurait trouvé des capsules ouvertes par 2 fentes, mais la plupart s'ouvriraient par plus de 4 fentes. Gœbel a repris l'étude de cette plante et figure⁽³⁾ (p. 181) une capsule déjà ouverte par 4 fentes. Ce dessin rappelle tout à fait une capsule d'Andrécée.

De plus, il existe, comme me l'a fait remarquer M. Cardot⁽⁵⁾, dans le genre *Andrœa* un sous-genre *Acroschisma* qui présente une capsule s'ouvrant par des valves libres au sommet. Ce qui est le cas général des Hépatiques, moins les quelques exceptions signalées ci-dessus.

Étant donné tout ce que je viens de dire, le cas tératologique que j'ai découvert chez *Andrœa angustata* Lindberg⁽⁶⁾ présente quelque intérêt. J'ai

(1) Dr. Eduard STRASSBURGER, Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei *Marchantia polymorpha*, dans Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. T. VII, p. 412. Leipzig, 1869-1870.

(2) Emil KÜHN, *loc. cit.*

(3) Karl GÖBEL, Archegoniatenstudien-Flora. Vol. 96. Année 1906.

(4) Dr. Hubert LEITGEB, Untersuchungen über die Lebermoose. Heft III, p. 85. Jéna, 1877.

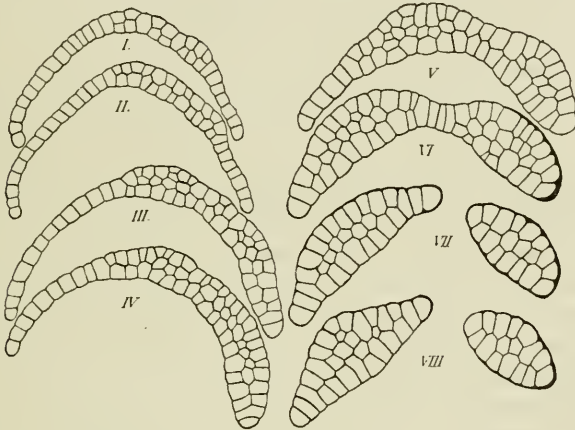
(5) J'exprime ici toute ma gratitude à M. CARDOT, qui a bien voulu me donner les si utiles renseignements que j'ai mis à profit dans cette note.

(6) Mon matériel a été déterminé par M. Pierre CULMANN, le bryologue bien connu, que je remercie vivement de son obligeance.

observé une feuille à deux lobes, comparable à celle d'un Hépatique, dans un échantillon⁽¹⁾ de cette espèce que j'avais débité au microtome en coupes de 15 μ d'épaisseur. Dans toute la description que je vais faire, je suppose la feuille ayant sa pointe dirigée vers le haut. Cette feuille, à sa base, présente d'abord une seule couche de cellules. Un peu au-dessus, on voit 3 cellules de la lame foliaire, espacées les unes des autres, se dédoubler tangentiellement, ce qui porte à 2 couches l'épaisseur de la feuille en ces endroits. A peu près à 45 μ au-dessus de l'insertion de la feuille, la coupe de celle-ci a l'aspect présenté par la figure I. Les 2 points où s'était produite une duplication de la lame foliaire se sont élargis. On a maintenant comme l'ébauche de 3 nervures, dont les 2, situées à gauche sur la figure, présentent 4 cellules en coupe (provenant respectivement de 2 cellules dédoublées), et la nervure de droite est formée de 3 cellules dédoublées. Une quinzaine de micra plus haut, la structure se complique : la nervure de gauche présente 3 cellules dorsalement et 2 ventralement (la cellule dorsale de gauche s'étant subdivisée en 2 par une cloison perpendiculaire aux surfaces foliaires). La nervure médiane est formée de 3 cellules ventrales et de 3 cellules dorsales; celle de droite, de 4 cellules dorsales et de 4 ventrales. Dans la coupe suivante (15 μ au-dessus de la précédente), on observe la fusion de ces 3 nervures (fig. II). On n'a donc plus ici qu'une large nervure, formée de 2 couches de cellules. Trente micra plus haut, on remarque un très léger renflement des 2 bords de la nervure. Dans la partie gauche, il apparaît une 3^e couche de cellules. La coupe qui vient ensuite présente, de plus, une 3^e couche de cellules dans la partie droite. Nous avons donc nettement, à ce niveau, l'indication des 2 parties de la feuille qui se sépareront à un niveau supérieur. La figure III donne l'aspect de la coupe située à 30 μ plus haut. On voit, en un point de la nervure de gauche, jusqu'à 4 couches de cellules. Il est remarquable de constater à nouveau l'indication de la nervure médiane sous forme de 3 couches de cellules entre les 2 nervures. En réalité, ceci n'est autre chose que le bord de la nervure de droite, car en examinant les coupes plus éloignées de la base, on constate que les 2 rangées de cellules à 2 couches situées entre la nervure de droite et ce semblant de nervure médiane deviennent aussi à 3 couches. C'est ce que montre la figure IV, qui représente la coupe située 30 μ plus loin de la base de la feuille que celle figurée en III. A partir de la coupe suivante, le brunissement des parois cellulaires se manifeste dans la cellule extrême de gauche de la feuille. Quatre coupes plus haut, le brunissement des parois apparaît au bord droit extrême de la feuille. La coupe suivante (fig. V) présente un brunissement des parois, qui s'avance du

⁽¹⁾ Je remercie vivement M. FREY, de Berne (Suisse), qui a bien voulu me recueillir cette plante au Spitallamme, à 2,830 mètres d'altitude, non loin du col du Grimsel, en Suisse, le 6 août 1917.

côté dorsal, à partir du bord droit. On remarque les 2 parties de la feuille bien plus nettement séparées par une zone intermédiaire à 2 couches de cellules. Quatre coupes plus haut (fig. VI), le brunissement a atteint toutes les parois, après avoir gagné la partie médiane. Les parois cellulaires du bord droit de la feuille atteignent une épaisseur considérable. Trente micra plus haut, la feuille se divise en 2 branches. Cette bifurcation se produit à 360 micra, à peu près, de la base. La figure VIII est une coupe située à 60 μ de celle précédemment décrite. Les parois cellulaires brunissent de



Toutes les coupes ont été dessinées au grossissement de 600 fois. Les dessins ont été réduits au tiers de leurs dimensions. Les figures ci-dessus sont donc au grossissement de 200 fois. Les dessins de I à VIII représentent des coupes de la feuille anormale, décrite dans le texte, d'*Andreaea augustata* Lindberg. Le dessin I est une coupe voisine de l'insertion de la feuille. Les dessins suivants sont situés de plus en plus loin de la base de la feuille, à mesure que leur numéro d'ordre est plus élevé. Les distances qui séparent les coupes figurées sont à peu près les suivantes : entre I et II 30 μ , entre II et III 75 μ , entre III et IV 30 μ , entre IV et V 90 μ , entre V et VI 60 μ , entre VI et VII 30 μ , entre VII et VIII 60 μ .

plus en plus. La branche droite de la feuille atteint 270 micra de hauteur, de la bifurcation à sa pointe. Au niveau de l'extrémité de cette branche droite, la branche gauche présente encore, sur sa coupe, une épaisseur de 3 couches cellulaires en 2 endroits. Je n'ai pu suivre cette branche jusqu'à sa pointe. La forme générale de la feuille est donc celle d'une Hépatique, feuillée à 2 lobes inégaux, comme dans le *Sendtnera dichados*, dont je parlerai plus loin.

D'après le brunissement des parois cellulaires, on voit que cette feuille anormale s'est différenciée d'abord par sa pointe (ou plutôt ses pointes) alors que la base restait méristématique.

Ayant parlé à M. Cardot de mon projet de publier une note sur ce

cas tératologique que j'avais déjà découvert chez *Andreaea augustata*, venant renforcer ce que l'on savait déjà sur la parenté de ces Mousses avec les Hépatiques, cet éminent bryologue me conseilla d'examiner le genre d'Hépatique *Herberta*, qu'on appelle encore *Schisma* ou *Sendtnera*. Dans certaines espèces de ce genre, comme *Sendtnera dichados* (Bridel) Nees, on trouve en effet des feuilles à 2 lobes assez inégaux. Mais, comme chez toutes les Jungermanniacées acrogynes, la feuille ne présente, en général, qu'une épaisseur de cellules⁽¹⁾. J'ai donc pris une Andréacée dépourvue de nervure, afin de la comparer à ces Hépatiques. J'ai choisi *Andreaea petrophila* Ehr. var. *homomalla* Schimper. Je l'ai extrait de l'essiccata de Husnot « Musci Galliarum ». C'est un échantillon récolté par Gravet, en novembre 1871, sur des rochers à Villerzie, en Belgique. Les feuilles, vues par transparence, présentent, vers la base, des cellules rectangulaires assez allongées dans le sens de la base à la pointe de la feuille (au moins 2 fois plus longues que larges, à peu près 20 μ de long). Les parois longitudinales sont très épaisses (à peu près 3 μ de largeur; ce qui fait 6 μ d'une cavité cellulaire à l'autre). Les cavités cellulaires n'ont guère plus de 4,5 μ de large. Les parois transversales ne sont que de minces diaphragmes qui n'isolent les cavités cellulaires d'une même file de cellules que par une cloison de 1 à 2 μ d'épaisseur. Les cloisons longitudinales sont munies de ponctuations (1 à 2 par cellule), fermées par des diaphragmes d'épaisseurs comparables à celles des parois transversales. Vers le haut de la feuille, les cellules ont une cavité de contour vaguement losangique (grande bissectrice, 13 μ ; petite bissectrice, 3 μ). Les parois cellulaires sont aussi épaisses que les cavités. En coupe transversale, on voit des cavités cellulaires un peu allongées, dans le sens dorso-ventral, séparées les unes des autres par des parois de plus de 6 μ d'épaisseur et, du côté ventral, c'est une paroi de 2,5 μ qui les sépare du monde extérieur. Du côté dorsal, il y a des papilles qui atteignent 7 μ de hauteur.

La coupe de la tige apparaît comme un réseau d'une couleur jaune vert assez foncée, épaissi aux points de jonction des mailles, en forme de collenchyme. Dans chacune de ces mailles, on voit un anneau fort épais, de couleur très claire, entourant une très petite cavité qui est le lumen cellulaire. Vers la périphérie de la tige, la substance de ces anneaux qui sont des épaississements secondaires de la membrane, prend la même coloration que les membranes primaires formant le réseau collenchymateux.

J'ai étudié⁽²⁾ un échantillon d'*Herberta adunca* (Dickson), récolté par

(1) D'après l'abbé F. MORIN on trouve quelquefois dans ces Hépatiques une faible nervure homogène (Anatomie comparée et expérimentale de la famille des Muscinées : Anatomie de la nervure appliquée à la classification, thèse Rennes, 1893, in-4°, 139 p., 24 pl.).

(2) Je remercie vivement M. DISMIER et M. le Dr FERNAND CAMUS pour le

S. M. Macvicar, à Loch Awe (Argyllshire), en Écosse, le 11 juin 1903. Cette plante a une couleur et un aspect d'Andréacée. Les feuilles examinées à plat, sous le microscope, ont une forme qui rappelle beaucoup celle de l'*Andreaea petrophila*. Les tissus présentent également une grande ressemblance. Vers le milieu de la base, on voit des cellules allongées dans le sens de la base à la pointe de la feuille et rectangulaires dont les lumens ont à peu près 47μ de long et 13μ de large. Les cloisons transversales sont de l'ordre du micron. Chaque paroi longitudinale est munie d'une ponctuation très nette et fermée par un diaphragme d'épaisseur également voisine du micron. Vers le haut de la feuille, les cellules ont 16μ de long et 12 de large. Leur forme n'est plus nettement losangique, mais échan-crée, ce que j'ai rencontré chez le *Sendtnera diclados*. Les cellules des oreil-lettes de la feuille sont très semblables à celles de la pointe. En coupe, la feuille ne présente pas de papilles dorsales, mais, du côté dorsal, les parois sont bombées en face des lumens (12μ dorsalement, en face des lumens, contre 9μ ventralement). Les cellules ont leur lumen légèrement aplati dorso-ventralement, ce qui est le contraire de l'*Andreaea petrophila*. La tige présente des parois cellulaires très épaissies, mais uniformément, où l'on ne distingue pas d'anneau d'épaississement secondaire.

J'ai encore examiné 2 autres Hépatiques voisines, mais à feuilles bi-lobées : le *Schisma Sendtneri* Nees (échantillon récolté par Arnold, à Kùthie, dans le Tyrol) et le *Sendtnera diclados* (Bridel) Nees (récolté par Commer-son, à l'île de France, en 1769). La première de ces plantes a un tissu foliaire très semblable à celui de l'*Herberta adunca* : mêmes ponctuations sur les parois longitudinales épaissies des cellules rectangulaires allongées du milieu de la feuille, même cellules courtes et irrégulières à la pointe et aux bords des feuilles. En coupe, les feuilles présentent exactement les mêmes caractères : épaississements dorsaux plus prononcés que les ventraux, surtout en face des lumens. Mais ici on trouve quelques petites papilles (elles ont jusqu'à 3μ de hauteur, et sont quelquefois au nombre de 3 ou 4 sur un lumen cellulaire, du côté dorsal; du côté ventral, elles sont très petites et très peu nombreuses). Pour ce qui est de la tige, les 2 couches externes sont très épaissies, comme dans le cas précédent et chez presque toutes les Muscinées; mais ici on voit nettement, dans ces 2 couches, un anneau d'épaississement secondaire comme chez *Andreaea petrophila* Ehrard.

Pour ce qui est du *Sendtnera diclados*, j'en ai examiné les feuilles cauli-naires et raméales, vues de face et en coupe, ainsi que les coupes des tiges et rameaux. Les lobes des feuilles sont généralement très inégaux et quel-

matériel qu'ils ont bien voulu mettre à ma disposition. Le premier de ces savants bryologues m'a procuré l'échantillon d'*Herberta adunca*. M. CAMUS a prélevé, pour moi, dans l'Herbier du Muséum, des fragments de *Sendtnera diclados* (Bridel) Nees et de *Schisma Sendtneri* Nees.

quefois au nombre de 3. Toutes les cellules sont à peu près semblables, c'est à peine si vers la base elles sont un peu plus allongées. Elles sont isodiamétriques, de contour assez irrégulier et munies de ponctuations. Elles ressemblent aux cellules du sommet et des bords des Hépatiques, décrites ci-dessus. En coupe transversale, on voit les membranes dorsales bombées et formant des sortes de lentilles convergentes plan-convexes ou bi-convexes (le rayon de courbure de la face tournée vers le lumen cellulaire étant très grand ou infini). La face ventrale des cellules est 3 à 4 fois plus mince que la dorsale. Ces lentilles dorsales ont, en leur endroit le plus épais, environ 15μ d'épaisseur, et la face ventrale des cellules vers 4μ d'épaisseur. Dans la coupe de la tige seule, la couche la plus externe a des parois épaissies jusqu'à disparition à peu près complète du lumen. On distingue assez bien les lamelles moyennes très minces.

On voit, par la description qui précède, qu'il y a de nombreux points de ressemblance entre l'*Andreaea petrophila* et les Hépatiques que je viens de décrire, et spécialement avec l'*Herberta adunca*. Les petites papilles du *Schisma Sauteri* rapprochent cette Hépatique de l'*Andreaea petrophila* par un caractère, alors que ses feuilles bicuspidées l'en éloignent.

J'ajoute enfin, en post-scriptum, qu'en lisant une publication de Gœbel⁽¹⁾ sur *Buxbaumia* et *Diphyscium*, j'ai trouvé encore là l'indication d'une parenté indirecte des Andréacées avec les Hépatiques. En effet, Gœbel écrit (au bas de la page 97 de cette publication) que, chez *Andreaea*, l'une des formes de Mousses les plus archaïques, il se produit une cellule-pied au cours du développement de l'anthéridie, qui se développerait au moyen de divisions transversales en une pédicelle semblable à celui de *Buxbaumia*. En ce qui concerne le sporogone (p. 102 et 103), Gœbel dit que chez *Diphyscium* sa structure se rapproche de celle des types archaïques de Mousses, tels que *Sphagnum*, *Andreaea*, car chez cette Mousse il n'y a pas de pédicelle proprement dit. La partie inférieure du sporogone s'allonge peu et ne sert qu'à s'enfoncer dans la tige. La calyptra serait soulevée seulement, comme chez *Andreaea*, par l'allongement de la capsule et non par celui du pédicelle. Or, d'un autre côté, les Buxbaumiacées ont des points communs avec les Hépatiques. C'est ainsi que Gœbel (p. 96) fait remarquer que l'anthéridie de *Buxbaumia* se distingue de celle de la plupart des Mousses en ce qu'elle est sphérique-ovoïde et longuement pédicellée. Il ajoute que cela la rapproche du *Sphagnum* et de beaucoup d'Hépatiques.

⁽¹⁾ KARL GOEBEL, Archegoniatenstudien. 1. Die einfachte Form der Moose, p. 92 à 104 dans Flora. 76 Band. Ergänzungsband zum Jahrgang 1892. Marburg, 1892.